

関東北部産ムラサキツバメの卵巣発育に及ぼす温度・日長の影響

小山 達雄^{1)*}・井上 大成²⁾

¹⁾ 321-8505 栃木県宇都宮市峰350 宇都宮大学農学研究科応用昆虫学研究室

²⁾ 305-8687 茨城県つくば市松の里1 森林総合研究所森林昆虫研究領域

Effects of temperature and photoperiod on ovarian development in the northern Kanto population of *Narathura bazalus* (Hewitson) (Lepidoptera, Lycaenidae)

Tatsuo KOYAMA^{1)*} and Takenari INOUE²⁾

¹⁾ Laboratory of Applied Entomology, Faculty of Agriculture,
Utsunomiya University; Mine 350, Utsunomiya, Tochigi, 321-8505 Japan

²⁾ Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI),
P. O. BOX 16, Tsukuba Norin Kenkyu Danch-nai, Ibaraki, 305-8687 Japan

Abstract The effects of temperature and photoperiod on ovarian development of *Narathura bazalus* were examined under some different photoperiodic conditions. The rate of females with a mature ovary at 20°C under 12L-12D, 13L-11D, 14L-10D and 15L-9D were 7.7, 56.0, 30.0, and 65.4%, respectively, and those at 25°C under 12L-12D, 13L-11D, 14L-10D and 15L-9D were 40.0, 58.8, 72.0, and 78.0%, respectively. It is considered that temperature and photoperiod have an effect on ovarian development of this species, and that the lower the temperature and the shorter the photoperiods, the lower the rate of females with a mature ovary. However, since the photoperiodic reaction was continuous, it is shown that there were females with a mature ovary and with an immature ovary under any conditions from summer to autumn.

Key words *Narathura bazalus*, ovarian development, temperature, photoperiod.

緒 言

ムラサキツバメ *Narathura bazalus* (Hewitson) は、幼虫がブナ科 (Fagaceae) のマテバシイ *Lithocarpus edulis* とシリブカガシ *L. glabra* の新葉を摂食して成長する多化性のシジミチョウである (福田ら, 1984). 本種は、わが国では本州、四国、九州、南西諸島に分布し、従来東日本には記録がなかった (福田ら, 1984). しかし、1990年代後半から数年の間に関東地方及びその周辺の各都県で本種の発生が多数報告され、急速にその分布を拡大させたことが明らかになった (井上・小山, 2003)**. 関東地方各地では、本種は初記録された年から継続して発生している場合が多く、現在の段階では越冬して世代を繰り返していると考えられる (高桑, 2001). しかし、侵入直後の関東地方における、本種の年間世代数や、休眠性など基本的な生活史を詳細に調査した報告は少なかった (小山・井上, 2004).

温帯に生息する多くの昆虫が日長に反応して休眠に入る (例えば, Tauber *et al.*, 1986; Danks, 1987). 多くのチョウでも、休眠についての光周反応や季節型の環境支配が知られている (正木・矢田, 1988). ムラサキツバメは多化性で、成虫で越冬することが知られているが (福田ら, 1984), 近年、冬季に野外で生きた蛹が採集された例が報告された (井上・佐藤, 2001). アメリカシロヒトリ *Hyphantria cunea* (Drury) では、日本へ侵入後、一部の地域で発育特性や休眠反応に変化が生じたと考えられている (Gomi and Takeda, 1990, 1991; 五味, 1993). 新しい地域に侵入してきた昆虫について、侵入直後の発育・休眠特

* 現住所: 135-0064 東京都江東区青海2-56 横浜植物防疫所東京支所.

Present address: Yokohama Plant Protection Station, Tokyo Sub-station, 2-56 Aomi Koto-ku, Tokyo, 135-0064 Japan.

**本稿受理後に、以下の論文が印刷になった.

井上大成, 2005. ムラサキツバメの茨城県における分布拡大. 蝶と蛾 **56**: 287–296.

性を明らかにしておくことは、その地域での発生経過の推定のみならず、今後の定着可能地域の推定や、定着後ある程度年月を経過した後の比較材料としても重要な意義を持っていると思われる。

筆者らは、ムラサキツバメの現段階での定着北限に近いと考えられる関東地方北部を中心に、本種の生活史とその調節機構を解明するための調査・実験を行っている。小山・井上(2004)は、茨城県つくば市の野外における卵、幼虫、成虫の個体数調査を行い、同市では本種の年間世代数は部分4化であることを明らかにした。また、井上・小山(2003)では、茨城県南部で採集した卵、幼虫、蛹を様々な温度・日長条件下で飼育し、発育零点と有効積算温度などの発育特性に関する知見が得られた。しかしながら、本種の越冬休眠の機構調節は明らかではない。

今回、本種の卵巣発育に及ぼす温度・日長の影響についてある程度明らかにすることができたので本報ではその結果を報告する。

材料および方法

まず雌成虫が、羽化後何日目に卵巣を発育させるのかを明らかにするため、以下のような実験を行った。供試虫は、2002年6-9月に茨城県つくば市及び栃木県宇都宮市のマテバシイ植栽地で採集した卵、または雌成虫から産まれた卵から得た。孵化した幼虫を、20°C、25°Cの恒温条件の下、異なる2つの日長条件 12L-12D (短日条件) または 15L-9D (長日条件) で羽化するまで飼育した。幼虫は、個体別に200 mlのプラスチックカップでマテバシイの新葉を与えて飼育した。それぞれの処理区において、羽化した成虫から羽化直後、飼育5日目、10日目にそれぞれ20-25匹ずつサンプリングし、すぐに冷凍庫に入れ、解剖するまでの間保存した。成虫は1,000 mlのプラスチックカップで3-5%のショ糖水溶液を与えて飼育した。冷凍後約2週間以内に雌の腹部を解剖し、卵巣小管内に0.3 mm以上の緑色の卵母細胞を有している個体を卵巣成熟個体、有していない個体を卵巣未成熟個体とみなした。卵巣成熟個体については、有していた卵母細胞の数を数えた。

卵巣発育に及ぼす日長の影響を明らかにするため、上記の実験に加えて、20°Cと25°Cの恒温条件のもと、13L-11Dと14L-10Dの2つの日長条件で孵化した幼虫を羽化後10日目まで飼育する実験を行った。飼育終了後、雌成虫の腹部を解剖し、卵巣成熟個体と卵巣未成熟個体に分け、卵巣成熟率を計算した。

野外において雌成虫がどの時期まで産卵しているのかを明らかにするため、2003年に野外で採集した雌成虫を実験室内で飼育し、産卵するかどうかを観察した。飼育には、円柱形の吹流し (直径30 cm, 高さ35 cm) を使用し、餌として3-5%のショ糖水溶液を与えた。室内は概ね長日条件に保たれ、温度は20-28°Cの間であった。

結 果

羽化直後の雌成虫はすべて卵母細胞を有していなかった。羽化後5日目の卵巣成熟率は15L-9Dの25°C、20°C、12L-12Dの25°C、20°Cでそれぞれ90.0%、9.5%、40.0%、0.0%であった。羽化後10日目の卵巣

Table 1. Percentages of females with mature ovaries at 0, 5 and 10days after adult emergence under various photoperiodic and temperature conditions

Photoperiod	Temperature	% females with a mature ovaries (N)		
		Days after adult emergence		
		0	5	10
15L-9D	25°C	0.0 (20)	90.0 (20)	78.0 (23)
	20°C	0.0 (21)	9.5 (21)	65.4 (26)
14L-10D	25°C	—	—	72.0 (25)
	20°C	—	—	30.0 (20)
13L-11D	25°C	—	—	58.8 (17)
	20°C	—	—	56.0 (25)
12L-12D	25°C	0.0 (20)	40.0 (20)	40.0 (25)
	20°C	0.0 (26)	0.0 (24)	7.7 (26)

Table 2. Average number of mature eggs or vitellogenic oocytes kept by females reared under various photoperiodic and temperature conditions.

Photoperiod	Temperature	Average number of mature eggs or vitellogenic oocytes (min.-max., <i>N</i>)		
		Days after adult emergence		
		0	5	10
15L-9D	25°C	0.0	21.3 (3-39, 18)	20.2 (5-65, 18)
	20°C	0.0	9.0 (3-15, 2)	18.8 (2-47, 17)
12L-12D	25°C	0.0	5.4 (2-13, 8)	5.9 (1-15, 10)
	20°C	0.0	0.0	1.0 (1-1, 2)

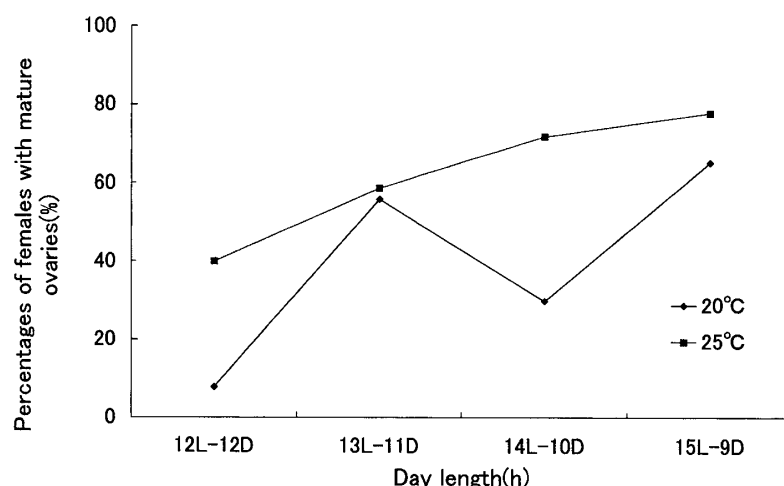


Fig. 1. The rate of females with mature ovaries in the northern Kanto population of *Narathura bazalus* under various photoperiodic and temperature conditions. Immatures (egg, larval and pupal stages) and female adults were kept under the same condition until 10th day after adult emergence, and thereafter adults were dissected.

成熟率は、それぞれ 78.0%, 65.4%, 40.0%, 7.7% であった (表 1)。長日 (15L-9D)・25°C、及び短日 (12L-12D)・25°C の条件下では、羽化後 5 日目と 10 日目のそれぞれの間の卵巢成熟率は、有意に異ならなかった (長日・25°C: $P=0.798$, 短日・25°C: $P=1.0$, χ^2 検定)。しかしながら、長日 (15L-9D)・20°C の条件下では、羽化後 5 日目と 10 日目の間の成熟率は、有意に異なった (長日・25°C: $P<0.001$, χ^2 検定)。

卵巢を成熟させた雌成虫の卵母細胞数の平均値を表 2 に示した。25°C では、羽化後 5 日目と 10 日目における平均卵母細胞数は長日 (15L-9D)、短日 (12L-12D) 条件下ともほとんど変わらなかった。これに対して長日 (15L-9D)・20°C の条件下の羽化後 10 日目の平均蔵卵数は、羽化後 5 日目のそれより多い傾向があった。

20°C および 25°C の、12L-12D から 15L-9D までの異なる日長条件下における、羽化後 10 日目の卵巢成熟率をプロットした曲線を図 1 に示した。12L-12D と 14L-10D では 20°C と 25°C での卵巢成熟率に有意差があったが (12L-12D: $P<0.05$, 14L-10D: $P<0.01$, χ^2 検定)、13L-11D と 15L-9D では温度によって卵巢成熟率に差はなかった。

20°C では、12L-12D と 15L-9D、12L-12D と 13L-11D、および 14L-10D と 15L-9D の間の卵巢成熟率には有意差が認められたが ($P<0.001$, $P<0.001$, $P<0.05$, χ^2 検定)、その他の日長条件下の卵巢成熟率には差は認められなかった。また 25°C の条件下のそれぞれの日長条件下の卵巢成熟率の間に有意差があったのは、12L-12D と 14L-10D および 12L-12D と 15L-9D の間だけであった ($P<0.05$, $P<0.001$, χ^2 検定)。

6 月下旬から 10 月上旬までに野外で採集されたすべての雌成虫は、採集後 10 日以内に産卵した (表 3)。10 月 4 日、5 日に採集された雌成虫から産まれた卵は孵化しなかった。7 月 2 日に採集された雌成

Table 3. Number of eggs laid by *N. bazalus* females collected in the field in 2003.

Individual no.	Date of		Total number of eggs laid	Survival period (days)	No. of eggs laid/day
	capture	death			
1	30-Jun	9-Aug	309	40	7.7
2	2-Jul	6-Aug	440	35	12.6
3	2-Jul	26-Jul	209	24	8.7
4	4-Jul	11-Jul	95	7	13.6
5	5-Jul	6-Aug	256	32	8.0
6	5-Jul	23-Jul	235	18	13.1
7	22-Aug	18-Oct	106	58	1.8
8	25-Aug	16-Sep	314	22	14.3
9	25-Aug	15-Sep	4	21	0.2
10	3-Sep	5-Oct	146	33	4.4
11	6-Sep	11-Oct	96	36	2.7
12	27-Sep	17-Oct	110	30	3.7
13	28-Sep	31-Oct	136	33	4.1
14	4-Oct	17-Oct	51	13	3.9
15	5-Oct	23-Oct	20	18	1.1

虫は、採集された日から死亡するまでに440個もの卵を産んだ。また、8月22日に採集された雌成虫は、採集された日から58日間生存し続けた。総産卵数は4-440個で、生存日数は7-58日間だった。また一日あたりの産卵数は、0.2-14.3個で、採集日が遅れるほど減少した。

考 察

13L-11Dおよび15L-9Dの条件下において、20℃と25℃の卵巣成熟率には有意差がなかったものの、12L-12Dから15L-9Dのすべての日長条件下において、20℃での卵巣成熟率は、25℃でのそれよりも低くなった(図1)。また、25℃では、明期が長くなるほど卵巣成熟率は上昇した。20℃では、13L-11Dより14L-10D条件下での卵巣成熟率の方が高かったものの、全体的には25℃と同様の傾向を示した。これらの結果から、本種の卵巣の発育には日長と温度が影響し、日長が短日になるほど、また温度が低い方が卵巣を発育させにくくなると考えられる。ムラサキツバメの夏から秋の世代では世代が進むにつれて卵巣成熟率が低くなっていくと考えられる。ただし、幼虫から成虫のどのステージで日長や温度を感受して卵巣発育を促進(抑制)させているかは、今回の実験では明らかにすることができなかった。12L・20℃では卵巣成熟率が0%に近かったので、晩秋に羽化する最後の世代(関東北部では第4世代; 井上・小山(2004))はほぼすべてが卵巣発育を停止するだろう。しかしながら、本種の卵巣発育における光周反応は、チョウ類をはじめとする他の多くの昆虫の休眠で見られるような閾値的な反応(不連続的な反応)ではなかった。今回の実験でみられた卵巣発育の抑制が、成虫休眠であるかどうかには今後さらに検討を要する。しかし、本種が短日に反応して卵巣発育を抑制して越冬休眠している可能性は高い。越冬休眠における休眠誘導の光周反応は、臨界日長(実験集団の50%が休眠に入る日長)より長日で飼育すれば休眠に入らず、その光周期より短日で飼育すれば休眠に入るといふ、二者択一的な反応(不連続的な反応)であるが(沼田, 1993; 石原, 2002)、本種の卵巣発育における光周反応は連続的であり、明確な臨界日長も見られなかった(図1)。これまでに知られている連続的な光周反応の形質の例には、ホソヘリカメムシ *Riptortus clavatus* Thunberg の成虫の体色(Kobayashi and Numata, 1993)、ウスバツバメ *Elcysma westwoodii* (Vollenhoven) の蛹における夏休眠期間(Gomi & Takeda, 1992)や、オオモンシロチョウ *Pieris brassicae* (Linnaeus) における日長の変化(短日→長日または長日→短日)に対する休眠の誘導(Spieth & Sauer, 1991)などがある。

Nakamura and Numata (1999) は、アカスジカメムシ *Graphosoma rubrolineatum* (Westwood) の成虫休眠誘導に及ぼす温度と日長の効果を調べた。その結果、大阪個体群では発育に適した条件下においても休眠に入る個体が多かったことから、大阪では寄主であるセリ科植物が限られた時期にしか種子をつけないために一部の個体だけが生殖活動を行い、大部分は温度・日長にかかわらず休眠することを示唆した。今回のムラサキツバメの実験において、夏の条件にあたる高温・長日でも卵巣を発育させない個体が20%程度いたことは、餌資源の時期が限られているというよりも、幼虫の餌となるラマス・

シュートが予測しにくい資源であり、秋に萌芽しない場合の危険回避であろう。福田ら(1984)は南九州では越冬に入る成虫は4回目(9月下旬より出現)を主に、3回目(8月に出現)あるいは5回目のものが含まれる可能性があるとしている。本研究の結果は、夏から秋のいずれの条件でも卵巣を发育させる個体と卵巣を发育させない(おそらく卵巣发育を抑制して越冬休眠に入る)個体が存在することを示しており、この福田ら(1984)の予想を裏付けている。今後も卵巣发育に及ぼす温度、日長の影響に加えて、日長感受期、耐寒性や发育特性などについて幅広く明らかにしていく必要がある。また、いったん産卵した雌成虫が越冬し、翌春にも産卵できるのかどうかを調べることも重要である。さらに、新しく侵入した地域の季節に対する適応様式を明らかにするために、今回のような調査・実験を、ムラサキツバメの本来の分布地であった西日本においても行う必要がある。

摘 要

ムラサキツバメの卵巣发育に及ぼす温度・日長の影響を明らかにするため、20°C、25°Cの恒温条件下、異なる4つの日長条件で飼育した。20°C条件下での羽化後10日目の卵巣成熟率は、15L-9D、14L-10D、13L-11D、12L-12Dでそれぞれ65.4、30.0、56.0、7.7%であった。また、25°C条件下での卵巣成熟率は、同様にそれぞれ78.0、72.0、58.8、40.0%であった。これらのことから、本種の卵巣发育には日長と温度が影響し、日長が短日になるほど、また温度の低い方が卵巣を发育させにくくなると考えられる。しかし、卵巣成熟率は連続的であったことから、夏から秋のいずれの条件でも卵巣を发育させる個体と休眠する個体が存在すると考えられる。

謝 辞

宇都宮大学農学部稲泉三丸教授、川崎秀樹教授、高橋 滋講師には、終始丁寧なご指導をいただいた。深く御礼申し上げます。

引用文献

- Danks, H. V., 1987. *Insect Dormancy: an ecological Perspective*. Biological Survey of Canada. 439 pp. Ottawa.
- 福田晴夫・浜 栄一・葛谷 健・高橋 昭・高橋真弓・田中 蕃・田中 洋・若林守男・渡辺康之, 1984. 原色日本蝶類生態図鑑3. 保育社, 大阪.
- Gomi, T. and M. Takeda, 1990. The transition to a trivoltine life cycle and mechanisms that enforce the vernalism change in *Hyphantria cunea* Drury (Lepidoptera: Arctiidae) in Kobe. *Appl. Ent. Zool.* **25**: 483-489.
- , 1991. Geographical variation in photoperiodic responses in an introduced insect, *Hyphantria cunea* Drury (Lepidoptera: Arctiidae) in Japan. *Appl. Ent. Zool.* **26**: 357-363.
- , 1992. A quantitative photoperiodic response terminates summer diapause in the tailed zygænid moth, *Elycysma westwoodii*. *J. Insect Physiol.* **38**: 665-670.
- 五味正志, 1993. アメリカシロヒトリにおける分布の拡大と化性の変化. 竹田真木生・田中誠二(編), 昆虫の季節適応と休眠: 44-53. 文一総合出版, 東京.
- 井上大成・小山達雄, 2003. 茨城県産ムラサキツバメの幼虫・蛹の发育における温度・日長反応および蛹越冬の可能性の検討. 蝶と蛾 **54**: 163-176.
- 井上大成・佐藤隆士, 2001. 真冬に野外から採集されたムラサキツバメ蛹の羽化例. *Butterflies* (29): 58-60.
- 石原道博, 2002. 生活史の進化. 昆虫と自然 **37** (2): 16-20.
- Kobayashi, S. and H. Numata, 1933. Photoperiodic responses controlling the induction of adult diapause and the determination of seasonal form in the bean bug, *Riptortus clavatus*. *Zool. Sci.* **10**: 983.
- 小山達雄・井上大成, 2004. 関東地方北部におけるムラサキツバメの発生経過. 昆虫 (N. S.) **7**: 143-153.
- 正木進三・矢田 脩, 1988. 蝶の季節適応と光周性. 三枝豊平・矢田 脩・上田恭一郎(編), 蝶類学の最近の進歩. 日本鱗翅学会特別報告 **6**: 341-383.
- Nakamura, K. and H. Numata, 1999. Environmental regulation of adult diapause of *Graphosoma rubrolineatum* (Westwood) (Heteroptera: Pentatomidae) in southern and northern populations of Japan. *Appl. Ent. Zool.* **34**: 323-326.
- 沼田英治, 1993. 光周反応の柔軟な性質. 竹田真木生・田中誠二(編), 昆虫の季節適応と休眠:

- 314-323. 文一総合出版, 東京.
- Spieth, H. R. and K. P. Sauer, 1991. Quantitative measurement of photoperiods and its significance for the induction of diapause in *Pieris brassicae* (Lepidoptera, Pieridae). *J. Insect Physiol.* **37**: 231-238.
- 高桑正敏, 2001. 亜熱帯性チョウ2種の関東における発生の謎 (1). 月刊むし (364): 18-25.
- Tauber, M. J., Tauber, C. A. and S. Masaki, 1986. *Seasonal Adaptation of Insects*. 411 pp. Oxford University Press, New York.

Summary

The effects of temperature and photoperiod on ovarian development of *Narathura bazalus* were examined at 20°C and 25°C under four different photoperiodic conditions. On the 10th day after adult emergence, the rate of females with a mature ovary at 20°C under 12L-12D, 13L-11D, 14L-10D and 15L-9D were 7.7, 56.0, 30.0, and 65.4%, respectively, and those at 25°C under 12L-12D, 13L-11D, 14L-10D and 15L-9D were 40.0, 58.8, 72.0, and 78.0%, respectively. It is considered that temperature and photoperiod have an effect on ovarian development of this species, and that the lower the temperature and the shorter the photoperiods, the lower the rate of females with a mature ovary. However, since the photoperiodic reaction was continuous, it is shown that there were females with a mature ovary and with an immature ovary under any conditions from summer to autumn. Low temperature and short photoperiod in autumn may induce control of ovarian development of *N. bazalus*, but, since some adults stopped ovarian development even under the typical long day conditions (15L-9D), control of ovarian development may occur even in the summer generations.

(Accepted August 25, 2005)